

ESSAIS DE GÉOPHYLÉTIQUE DES BOMBACACÉES

par A. AUBRÉVILLE

AXELROD (8) dénombre 31 genres et environ 225 espèces de Bombacacées, réparties entre 4 tribus endémiques en Amérique tropicale, une en Asie du sud-est, archipel malais et quelques intrusions en Nouvelle-Guinée, et une pantropicale principalement américaine. La richesse floristique des Bombacacées américaines, fait mieux ressortir la pauvreté africaine, et l'individualité de l'Asie du sud-est. Nous nous proposons d'examiner de plus près cette distribution mondiale disharmonique, en tenant compte d'une part de notre théorie sur l'origine des Angiospermes exposée récemment et d'autre part des mêmes critères de l'évolution floristique retenus dans nos études sur la phylétique de la famille des Sapotacées (9). C'est un premier essai concret d'application de la théorie à la géophylétique d'une famille tropicale.

Attirons d'abord l'attention sur le caractère exclusivement tropical de la famille. Aucune espèce n'est signalée dans la zone tempérée marquant une transition entre les deux flores, tempérée et tropicale, contrairement à ce qui est fréquent chez d'autres familles tropicales.

Sans fossiles il est impossible de se représenter ce que furent les proto-tribus de Bombacacées issues du foyer phylétique de la bande équatoriale laurasienne. Cependant la persistance des Bombacacées dans l'extrémité de l'ancienne Laurasie, Est-asiatique et Malaisie, permet de distinguer quelques groupes primitifs parmi les plus archaïques. Ils constituent les phylums des Durionées qui n'ont aucun représentant dans les autres continents. A côté d'eux quelques espèces du genre *Bombax* prolongent à l'extrême Est la famille pantropicale des Adansonées.

Il est difficile de relier par application d'une évolution raisonnée ces phylums des Durionées aux autres phylums de Bombacacées. Ils sont très évolués mais chronologiquement leur place par rapport au genre Asia-tico-malais *Bombax*, qui partage leur aire géographiquement mais en est morphologiquement très éloigné, est incertaine.

De quels critères pouvons-nous disposer pour décider du plus ou moins haut degré d'évolution des groupes floristiques. Reprenons ceux que nous avons accepté pour la famille des Sapotacées c'est-à-dire : la réduction du nombre des pièces florales, pétales et surtout étamines, la tendance à la soudure des pièces homologues dans chaque cycle de l'organisation

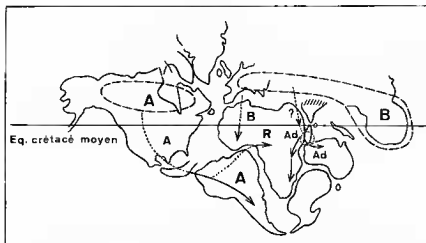


Fig. 1. — Croquis de la Pangée au crétacé moyen. Schéma des migrations des **Bombyacées** :
A, Centre de distribution laurasien nord-américain et migration vers l'Amérique du sud. —
B, Centre de distribution laurasien du genre euro-asiatico-malais **Bombax** et migration
 d'une espèce vers l'Afrique occidentale. — **Ad**, Centre de distribution malgache du genre
Adansonia, vers le continent africain et vers l'Australie. — **R**, Migration du genre **Rhodog-**
naphalon de l'Amérique du sud vers l'Afrique occidentale.
 Les continents pangéens sont séparés par des couleurs apparemment maritimes pour tenir
 compte de l'incertitude évidente de leur configuration au crétacé et en outre des prolonge-
 ments de leurs socles continentaux.

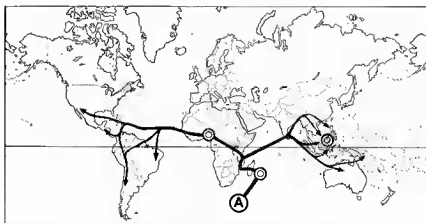


Fig. 2. — Dispersion des **Bombyacées** (d'après CROZAT) à partir d'un centre antarctique.

florale, la diminution du nombre des ovules, d'une façon générale la tendance vers la régularité et la symétrie.

Ce sont surtout les androcées qui chez les Bombacacées ont des caractères évolutifs remarquables. Ils pourraient être le fondement d'une clé de classification phylétique. Les étamines sont généralement nombreuses, plus rarement en petit nombre défini, les filets sont ou libres ou longuement soudés en phalanges et souvent en tube. C'est le cas des genres *Durio* (25 sp.), *Boschia* (6 sp.) qui ne diffèrent que par les déhiscences des anthères, par fentes chez le premier, par pores chez le second. Le genre indien *Cullonia* (2 sp.) est le plus évolué de ce phylum par l'absence de pétales et le long tube staminal à l'extrémité duquel se serrent de très courts filets staminaux porteurs chacun de 3 anthères. Géographiquement il est situé à l'extrémité occidentale de l'aire des Durionées, à Ceylan et dans l'Est de l'Inde.

Cependant ce caractère évolutif de la soudure des filets des étamines en phalanges ou en tubes plus ou moins longs, n'a pas été retenu dans la systématique des Durionées. Le genre *Durio* par exemple réunit des espèces montrant tous les passages entre un groupement d'étamines libres, à un groupement par phalanges et aussi à un tube staminal portant des anthères à son sommet. Si ces modes de soudure, résultant cependant d'une évolution normale devaient être retenus comme critères de genres, le genre *Durio* devrait être décomposé en nombreux genres secondaires.

Un autre phylum de Durionées rassemble des petites étamines nombreuses à très courts filets formant une petite couronne à la base de l'ovaire. Elles ont une seule anthère à 2 loges (*Neesia*, 8 sp.) ou 2 anthères (*Celostegia*, 5 sp., *Kostermansia*, 1 sp.).

Tous ces phylums ont en commun beaucoup de caractères remarquables qui sont donc ceux de la famille des Durionées : fleurs couvertes d'écaillés peltées, présence d'un épicalyx, feuilles simples, à la face inférieure couverte également d'écaillés peltées, fruits capsulaires à 5 valves, épineux ou réticulés-tuberculés en surface, graines arillées ou non. Ce sont ces caractères de la feuille, de l'épicalyx et du fruit épineux qui définissent le mieux la tribu des Durionées; les exceptions sont peu nombreuses.

Un troisième phylum rapprochera le genre *Camptostemon* (2-3 sp.) qui habite la mangrove malaise, à capsule non épineuse à 2 valves, à 1-2 graines logées dans une bourre laineuse, anthères groupées au sommet du tube staminal, et le genre *Papuodendron* (2-3 sp.) à fruits à 5 valves.

Nous examinerons le cas du genre *Bombax* voisin de station des Durionées en Indo-Malaisie dans l'étude générale des Adansonieés.

En Amérique tropicale, nous comptons 5 tribus, 22 genres, 159 espèces. La systématique de certaines de ces bombacacées est encore incertaine. De nombreux genres (9 g.) sont monospécifiques ou paucispécifiques. Les Matisiées (8 genres) sont très évoluées avec une longue colonne staminale au sommet de laquelle se groupent des anthères sessiles bilobées, en nombre indéfini. Les feuilles sont simples sauf chez *Bernouillia* (trifoliolées, 1 sp.) et *Huberodendron* (unifoliolées, 2 sp.).

Le mode de groupement des anthères différencie les genres. Chez *Quararibea* (12 sp.) la colonne staminale porte à son sommet un seul épi

d'anthères. Chez *Ochroma* (11 sp. ou 1 seule avec des variétés selon les botanistes), *Patinoa* (2 sp.) et *Bernouillia* (2 sp.) elle est fendue à son sommet, donnant un aspect zygomorphe à la fleur.

Les fruits sont capsulaires ou bacciformes; les graines sont entourées d'une bourre laineuse (*Patinoa*), ou de kapok (*Ochroma*), ou ailées *Bernouillia*, *Huberodendron*).

La tribu cohérente des Matisiées mais imparfaitement connue se divise donc en plusieurs phylums mal définissables.

Le phylum de la tribu des Ceibées réunit des genres assez bien caractérisés par leurs fruits capsulaires à kapok, rappelant ceux des Adansoniées. Le caractère évolutif qui les rassemble est le nombre défini, jusqu'à 15, des étamines, réunies en un tube à la base, et les feuilles digitées. Les troncs sont parfois énormes (*Ceiba* (10 sp.), *Chorisia* (9 sp.)). Ce type d'un long tube staminal terminé par quelques anthères sessiles, pourrait faire considérer le genre *Chorisia* comme le plus évolué non seulement du phylum des Ceibées mais de celui des Adansoniées. Il faut noter ici que les *Chorisia* habitent essentiellement le sud de l'Amérique du sud et qu'ainsi leur aire géographique se distingue notablement de celles des genres qui sont surtout groupés en Amérique centrale et dans le nord de l'Amérique du sud, et même des genres plus spécialement amazoniens.

Les Adansoniées, de beaucoup les plus nombreuses, comprenant les genres *Pachira* (2 sp.), *Pseudobombax* (20 sp.), *Bombacopsis* (20 sp.), *Rhodognaphalopsis* (9 sp.), *Eriotheca* (20 sp.), constituent pour nous une Alliance. ROBYNS dans sa monographie récente (7) du genre *Bombax* s.l., ne les distingue dans sa clé que par des caractères fondés sur la palynologie et la blastologie. Toutefois *Pseudobombax* a des folioles inarticulées; elles sont articulées chez tous les autres genres voisins. Parmi ces derniers *Bombax* a un calice caduc après anthèse; chez les genres voisins il est persistant ou accrescent. L'analyse morphologique ne va pas au-delà.

Le mode de soudure des filets des très nombreuses étamines, paraît à priori être un critère commode de séparation de ces genres. Mais il n'est pas toujours constant dans chacun d'eux. Chez *Eriotheca* par exemple, le tube staminal est, selon les espèces, tantôt court, mais chez d'autres c'est un véritable tube allongé. Tous ces genres ont en commun le fruit capsulaire et les graines enrobées de kapok. C'est un caractère de l'Alliance dont il faut toutefois distraire le genre bispécifique *Pachira* remarquable par ses fleurs extraordinaires mesurant jusqu'à 35 cm de long, et par ses capsules sans kapok, à graines peu nombreuses enrobées dans la partie charnue de l'endocarpe. Son aire est limitée du sud du Mexique au nord de l'Équateur (Équateur, N. Pérou, N. Brésil (Para, Maranhao)). C'est pour nous le berceau du genre le plus primitif des Adansoniées américaines.

Les autres genres de l'Alliance ont également de grandes fleurs multi-staminales. Celles d'*Eriotheca* peuvent atteindre 5,5 cm de long d'après ROBYNS, et celles de *Bombacopsis* 25 cm.

Gyranthera (2 sp.) est un élément proche du phylum des Adansoniées par ses feuilles digitées, proche de *Eriotheca* par son long tube staminal; mais l'évolution l'en éloigne avec ses graines ailées et donc l'absence de

kapok. Au-delà, chez des tribus à feuilles simples, les systématiciens ont encore séparé deux tribus Cathostémmatées (2 g., *Aguaiaria*, *Cathostemma*) et Hampées (3 g., *Hampea*, *Scleronema*, *Cavanillesia*). Elles sont imparfaitement définies et il est difficile de proposer leur place dans des chaînes évolutives vraisemblables. Les étamines sont nombreuses à filets bien distincts, soudés en tube à la base. Les feuilles sont simples, plus rarement palmatilobées. *Cavanillesia* (5 sp.), bien caractérisé, à des fruits ailés renfermant une seule graine dans une pulpe molle, et un tronc monstrueux renflé comme ceux des *Adansonia* et *Chorisia*. Il marque une transition avec les Adansoniées.

Nous venons d'examiner l'aire géographique des Bombacées à ses deux extrémités. Nous y trouvons deux ensembles très différents, très évolués, l'un en place en Indo-Malaise depuis la Laurasia, l'autre en Amérique, originaire aussi de la Laurasia mais détaché de sa partie occidentale qui était située au nord des U.S.A. Entre les deux il y a l'Afrique et un nouvel exemple de la disjonction africaine fréquente chez les angiospermes.

Les quelques Bombacées présentes en Afrique posent des problèmes de chorologie très intéressants.

La tribu des Ceibées est américaine. Le genre *Ceiba* à lui seul compte 10 espèces dont le *Ceiba pentandra*, un arbre géant, le plus grand de la « varzea » amazonienne. Son aire s'étend des Antilles et de l'Amérique centrale à l'Amazonie. Ce *C. pentandra*, le fromager des africains, est également très répandu en Afrique occidentale et centrale dans la forêt dense humide guinéo-congolaise. Il est surtout présent dans les vallées cultivées et au bord des fleuves. Il ne fait pas partir de la flore de la forêt « vierge ». C'est manifestement une espèce de forêt secondaire que l'efficacité et la puissance de dissémination de ses graines à kapok rendent très envahissante. L'espèce est certainement spontanément venue de l'Amérique du sud, mais elle n'a pris une grande extension dans l'Afrique occidentale humide qu'à la suite de l'occupation humaine et du défrichement de la grande forêt. Elle n'existe pas dans l'Afrique sèche, ne tolérant pas les feux de brousse. Sur l'époque de son introduction, relativement récente ou témoin de l'ancienne liaison des deux continents, nous ne pouvons émettre d'opinion.

Le genre *Bombax* de la tribu des Adansoniées est représenté par 2 espèces, l'une *B. buonopozense* (et des variétés) est répandue dans toute la forêt dense humide guinéo-congolaise. En zone soudanienne au nord de la forêt humide existe une autre espèce *B. costatum* (et des variétés), petit arbre des savanes boisées. C'est une espèce vicariante, écophylétique de la première, que nous considérons comme une des traces vivantes de la « descente » du nord au sud en Afrique de l'antique flore laurasienne. Le genre *Bombax* est surtout de l'Est-asiatique et de la Malaisie. Son aire générale va de l'Inde et Ceylan à la Nouvelle-Guinée; on y dénombre 6 espèces. Il est donc caractéristique de la flore laurasienne extrême orientale. L'espèce africaine appartenait primitivement à cette même flore.

Le genre *Bombax* fait floristiquement partie de l'Alliance des Bombacées que nous avons signalée à propos des Bombacées américaines, mais

contrairement aux autres genres de l'Alliance, son individualité est très marquée, aussi il se sépare aisément.

Le genre *Rhodognaphalon* appartient à la famille des Adansonées. C'est également un grand arbre dont l'aire paraît découpée en deux parties. L'une occidentale avec 2 espèces correspond aux secteurs maritimes de la flore guinéo-congolaise du Libéria à l'embouchure du Congo. La seconde séparée de la première, compte 4 espèces d'arbres des forêts claires de l'Afrique orientale, du Kenya au Mozambique. Ce genre, comme le genre *Bombax*, est affilié à l'Alliance des Bombacacées américaines déjà signalée. Il est très proche du genre *Rhodognaphalopsis* américain. ROBYNS ne le sépare pratiquement que par des différences dans la pubescence, poils en bouquets chez le premier, poils écailleux ou étoilés chez le second. Pour nous incontestablement, le genre africain dérive d'un genre américain. Comment la séparation s'est-elle produite? On pense au *Bombax* africain dérivé d'un ensemble laurasien extrême oriental. Mais le rapprochement n'est pas possible. *Rhodognaphalon* n'a pas de correspondant asiatique. Au surplus, il n'a aucun représentant dans la flore soudanienne qui témoignerait d'une migration laurasienne, comme c'est le cas du *Bombax* africain. Il n'y a plus d'autre explication que d'admettre que ce genre africain est une relicté du temps où l'Afrique et Amérique étaient liées dans le Gondwana.

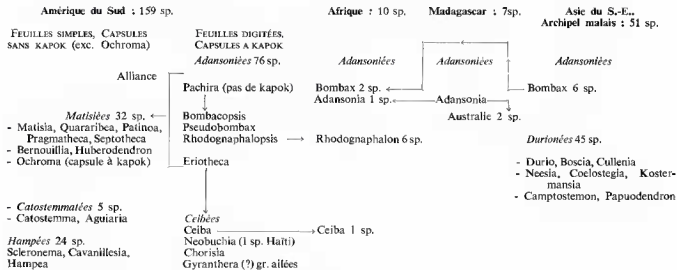
Reste à examiner le cas de l'extraordinaire genre *Adansonia* qui a donné son nom à la tribu des Adansonées. Le genre est africain, surtout malgache, et australien. En Afrique, c'est l'arbre le plus caractéristique de la flore sèche soudano-zambézienne, par sa taille impressionnante dans les savanes et même dans certaines forêts sèches; c'est le « baobab » répandu dans toute l'Afrique sèche du Sénégal au Kalahari, et de l'Océan Atlantique à l'Océan indien. L'espèce *A. digitata* est unique en Afrique continentale. L'écorce et le fruit, ayant de nombreux usages parmi les anciennes populations il est probable qu'elle fut disséminée très anciennement déjà par l'homme.

Madagascar surprend avec ses huit espèces de grands *Adansonia*, dont *A. digitata*. Ils se trouvent dans les secteurs occidentaux de l'île, dans une végétation xérophytique de forêts décidues. Il semble évident que le genre a une origine malgache. Il déborde aussi dans l'Australie du Nord, témoignant ainsi des attaches pangéennes de Madagascar et de l'Australie.

Floristiquement c'est une Adansonée, mais très différente des Adansonées américaines. Elle est très primitive avec son énorme fleur, bouquet dense d'étamines reliées à la base en un fort tube staminal. Les feuilles sont digitées. Le fruit est indéhiscent et contient des graines enveloppées dans une pulpe, comestible quand elle est fraîche, dure comme la craie en vieillissant. Les sépales sont libres ou presque, à l'opposé du calice entier ou presque des Adansonées.

Nous n'avons aucun argument permettant de relier à aucun autre ce genre malgache. Faute d'autres informations nous le considérons provisoirement comme un genre gondwanien formé à l'époque où Madagascar occupait une position plus septentrionale, accolée au continent africain, à l'Inde et à l'Australie. Rien n'empêche cependant que son origine soit

TABLEAU SYNOPTIQUE DES PHYLUMS DE LA FAMILLE DES BOMBACACÉES ¹



1. Deux genres parfois rattachés aux Bombacacées, *Humbertiella* de Madagascar, *Maxwellia* de la Nouvelle-Calédonie appartiennent plutôt à d'autres familles (Malvacées).

laurasienne, et qu'elle soit à rechercher dans le centre laurasien européen-asiatique, de même que celui d'où s'est échappée l'espèce africaine de *Bombax*. Une migration du proto-*Adansonia* à travers le nord-est de l'Afrique, serait très plausible, puisque nous avons supposé que l'île malgache au crétacé était située à la hauteur de l'actuelle région somalo-kenyenne, très au nord de sa position actuelle. Nous reviendrons sur Madagascar dans une autre note.

La quasi disjonction africaine dans le cas de la famille des Bombacées s'explique simplement soit par la pauvreté en souches de Bombacées dans le centre laurasien européen-asiatique, soit dans des obstacles au passage vers le sud au travers de la Mésogée.

BIBLIOGRAPHIE RÉCENTE SPÉCIALE AUX BOMBACÉES

1. Ign. URBAN. — Arkiv for Botanik **22** (3) : 101 (1929).
2. CUATRECASAS. — *Patinoa*. Rev. Bot. Appl. 306 (1953).
3. KOSTERMANS A.J.G.H. — The Genus *Durio*. Reinwardtia **4** (3) : 47-153 (1958).
4. SOEGENG REKSODIHARIO W. — Reinwardtia **5** (1) : 1-9 (1959).
5. SOEPADNO. — Monographie du genre *Neesia*. Reinwardtia **5** (4) : 481-508 (1961).
6. ROBYNS A. — Rev. Jard. Bot. État Bruxelles **33** : 28 (1963).
7. ROBYNS A. — Essais de monographie du genre *Bombax s.l.* Bull. Jard. Bot. État Bruxelles **33** : 1-2, 1-312 (1963).
8. AXELROD. — Mesozoic paleogeography angiosperm history. The Botanical Review (1970).
9. AUBRÉVILLE. — Géophylétique florale des Sapotacées. C.R. Acad. Sc. Paris **276** : 2641-2644 et *Adansonia* **13** (3) : 255-271 (1973).
10. AUBRÉVILLE. — Origines polytopiques des Angiospermes tropicales. *Adansonia* **14** (1); **14** (2) (fig. 45, 46, 47) (1974).